Rev. Écol. Biol. Sol, 1991, **28** (1) : 41-49.

Effets de la privation des apports annuels de litière sur les Collemboles Symphypléones épigés d'une forêt sur rendzine*

PAR

J.-M. BETSCH

Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, URA 689 CNRS; 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France

Synopsis: Effects of the deprivation of annual litter deposit on the epigeic Collembola Symphypleona in a forest on rendzina. The disappearance of the litter and the development of a moss strata induce firstly an increase of the specific diversity and after two years, a strong hierarchisation. The numbers of total individuals increased but total biomass decreased soundly; nevertheless, the specific composition of this community did'nt change.

Keywords: Oak-hornbeam on calcic mull, deprivation of litter, epigeic Collembola Symphypleona, community structure.

INTRODUCTION

Les effets d'une modification d'un écosystème forestier ont fait l'objet de nombreuses études en zones tempérées ou tropicales; ces modifications peuvent être totales (déforestation suivie ou non de brûlis, remplacement par des plantations souvent monospécifiques), partielles et inégalement réparties sur le système (ponctions de cubages de bois de l'ordre de 15 à 50 m^3/ha). Certaines modifications sont limitées, la continuité de la voûte forestière n'étant pas entamée; par contre, elles peuvent constituer une atteinte au bon fonctionnement de l'écosystème forestier, une partie de la production de la forêt étant soit transformée dans des conditions inhabituelles (pâturage par des bovins en sous-bois; piétinement dans les forêts périurbaines), soit exportée. C'est cette dernière éventualité, une exportation partielle de la production primaire sous voûte forestière non touchée, qui a fait l'objet d'un programme sur cinq années au laboratoire de Brunoy.

* Article écrit en hommage au Professeur Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, l'un des fondateurs de la zoologie du sol.

Une expérimentation réalisée entre janvier 1977 et 1981 dans une charmaie sur rendzine forestière en Ile-de-France a consisté à soustraire les apports annuels de litière; Arpin *et al.* (1985) ont montré que l'effet de cette privation de litière concernait la transformation de la strate herbacée et, dans le sol, la modification de la répartition verticale des peuplements microbiens et animaux (Nématodes et Collemboles), la diminution des réserves potentielles énergétiques et celle de la cellulolyse et de la ligninolyse. La zone épigée n'a pas fait l'objet d'une analyse des peuplements animaux par ces auteurs puisque la litière a été rapidement intégrée au sol sans être renouvelée et que le sol s'est trouvé à nu pendant au moins une année. En ce qui concernait les Collemboles dans le sol, l'effet était relativement réduit: les effectifs de profondeur (−3,5 à −8,5 cm) étaient les seuls à connaître une régression; de plus, l'espèce *Stenaphorura denisi* avait tendance à se développer de plus en plus en surface.

Les prélèvements du substrat épigé (litière, puis mousses) que j'avais effectués, parallèlement, ont fourni des données dont la portée est fondamentalement différente des résultats rappelés ci-dessus. Si la litière ou les mousses constituent une strate fortement liée au domaine édaphique, elles présentent par contre une texture fortement lacunaire et soumise de manière beaucoup plus directe aux contraintes exercées sur le biotope. L'analyse des Collemboles a été limitée aux Symphypléones, seul ensemble pour lequel une évaluation des biomasses était possible à partir de données linéaires.

I. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les caractéristiques des sites ont été fournies par Arpin *et al.* (1985), complétant les données de Vannier (1970). On ne trouvera ici que l'essentiel de ces données.

A) Stations

Deux parcelles de 80 m² (8 × 10 m) ont été délimitées dans une chênaie-charmaie sur mull calcique (pH 8,5; C/N 10 à 12) située dans le parc du laboratoire d'Écologie générale de Brunoy (Essonne; France). Le charme (*Carpinus betulus*) domine la strate arborescente; les deux parcelles ne comportaient aucun arbre dans leur périmètre. La strate herbacée était constituée par un tapis de mercuriales (*Mercurialis perennis*) et d'un réseau dense de lierre (*Hedera helix*). L'identité phytosociologique, zoologique et microbienne des deux stations a été vérifiée avant le début de l'expérience.

B) Expérimentation

En novembre 1976, un ensemble de récupérateurs de litière situés à 1,8 m du sol a privé la station expérimentale de l'apport annuel moyen de 3,75 t sec/ha. Comme le font remarquer Arpin *et al.* (1985), cette litière comporte non seulement du matériel foliaire, mais également du mycélium de champignon qui l'a déjà partiellement dégradé. Par contre, la pluviosité n'a pas été affectée par les récupérateurs de litière et les apports de matière organique mêlée à des micro-organismes provenant du pluviolessivage des feuilles de la canopée ont donc été maintenus; ces apports n'ont pas été mesurés, mais les estimations moyennes en forêts tempérées donnent des valeurs de l'ordre de 400 kg sec/ha/an.

La litière a rapidement disparu de la surface du sol (juin 1977; cf. *fig.* 2), de même que les mercuriales et le lierre en fin 1977, laissant le sol pratiquement à nu jusqu'à l'automne 1978, date à laquelle une strate discontinue de mousses filamenteuses s'est développée. Si l'expérience a été poursuivie jusqu'en 1981 pour le sol proprement dit, elle a été arrêtée, pour le compartiment épigé, en mai 1980, un élagage obligatoire pour raison de sécurité ayant par trop modifié ses caractéristiques, en particulier en ce qui concerne la luminosité, les écarts thermiques et la couverture végétale herbacée devenue assez brutalement luxuriante (ronce, bardane, diverses Ombellifères...) qui a gêné l'échantillonnage des mousses et ne constituait pas elle-même un matériau facile à échantillonner pour les Collemboles épigés.

C) Échantillonnage. Exploitation des données

Les prélèvements (litière dans le témoin, mousses dans la parcelle expérimentale) ont été effectués tous les deux mois (à l'exception de mars 1976 et juillet 1977 non échantillonnés) sur une surface de 400 cm^2 en trois prises. Les échantillons ont été extraits par voie sèche (Berlese-Tullgren).

Pour disposer de nombres d'espèces et d'individus plus élevés, principalement au début de l'expérimentation (après l'été 1976), l'indice de diversité spécifique de SHANNON $Ish = -\Sigma\ p_i \log_2 p_i$ a été établi à partir des effectifs cumulés par espèce; par contre, il faut noter que cela introduit une inertie relative de cet indice calculé d'après des effectifs cumulés.

La biomasse de Collemboles Symphypléones a été évaluée, en poids frais, à partir d'une échelle de poids dans ce groupe en fonction de leur taille (extrapolé de BETSCH & VANNIER, 1977 pour les différents stades d'*Allacma fusca*); elle est rapportée au mètre carré afin de faciliter des comparaisons avec d'autres données.

II. – RÉSULTATS. DISCUSSION

A) Inventaire et dynamique spécifiques

Le tableau I des effectifs des 7 espèces relevées entre janvier 1977 et mai 1980 dans les parcelles témoin et expérimentale appellent les remarques suivantes:

– le programme d'échantillonnage a débuté par des relevés de richesse spécifique réduite, ceci étant très vraisemblablement la conséquence de l'été 1976 très sec; une espèce, *Deuterosminthurus flavus*, n'est apparue durant toute l'année 1977 dans aucune des deux stations;

– l'espèce dominante *Sminthurinus aureus* ne disparaît que lorsque les conditions hydriques sont défavorables; elle a tendance à voir ses effectifs augmenter dans la station expérimentale, particulièrement à partir du printemps 1979, lorsque la strate muscinale se développe;

– les deux espèces de Dicyrtomides, *Dicyrtoma fusca* et *Dicyrtomina minuta*, ne s'excluent dans aucune des deux stations; si les deux espèces sont mieux représentées dans le témoin, la seconde a vu ses effectifs s'accroître, de manière très importante deux ans après la grande sécheresse de l'été 1976;

– *Sphaeridia pumilis* n'apparaît pratiquement que dans la station expérimentale (39 présences, contre 2 dans le témoin);

– parmi les trois espèces à système trachéen, (rappelons que toutes les espèces à système trachéen disparaissent fin octobre – début novembre et ne réapparaissent qu'en fin mars – mi avril), les deux espèces d'*Allacma* dominent assez rapidement,

TAB. I. — **Inventaire spécifique, effectifs et biomasse totale des Collemboles Symphypléones épigés dans une forêt témoin (T) et privée des apports de litière (E) sur rendzine.**

Espèces (effectifs par prélèvement)		1977					1978					1979						1980		
		I	III	V	IX	XI	I	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V
Sphaeridia pumilis	T	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–
	E	–	–	5	2	9	–	–	1	–	–	–	3	17	–	–	2	–	–	–
Sminthurinus aureus	T	20	11	1	–	24	23	4	–	2	57	8	189	39	–	1	54	10	44	5
	E	4	–	5	–	5	35	2	1	1	1	13	363	156	–	–	8	22	67	61
Dicyrtoma fusca	T	4	2	–	1	7	1	1	1	4	6	6	1	15	–	–	8	6	6	3
	E	–	–	2	2	5	–	–	–	2	–	7	–	2	–	1	2	–	1	–
Dicyrtomina minuta	T	11	1	2	1	7	–	2	1	12	31	8	34	24	–	1	27	4	22	6
	E	3	–	–	–	5	–	1	1	–	–	–	10	4	–	–	1	–	9	–
Deuterosminthurus flavus	T	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	3	6	–	–	–	–	9
	E	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	2	2	–	–	–	1	5
Allacma fusca	T	–	2	1	–	–	–	–	–	1	–	–	2	8	2	–	–	–	5	5
	E	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	1	–	–	–	–	–
Allacma gallica	T	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	2
	E	–	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	4	2	–	–	–	–	20
Total effectifs	T	35	16	4	2	38	24	7	3	19	94	22	226	91	9	2	89	20	78	30
	E	7	–	13	4	24	35	3	4	4	1	20	378	195	5	1	13	22	78	86
Biomasse mg/m²	T	61,2	4	2,2	0,7	90	20	10,7	3,6	25,5	126	49,7	130	190	17	1	226	77	35	41
	E	32,5	–	4,4	1	43,7	1,5	0,7	5,1	3,2	0,2	10,2	80	37	2	0,2	6,8	4,3	20,5	28

l'une dans le témoin (*A. fusca*, 26 présences contre 4 *A. gallica*), l'autre dans la station expérimentale (*A. gallica*, 28 présences contre 3 *A. fusca*); *Deuterosminthurus flavus* apparaît avec des effectifs doubles dans le témoin, comparées à la station expérimentale (*fig.* 1).

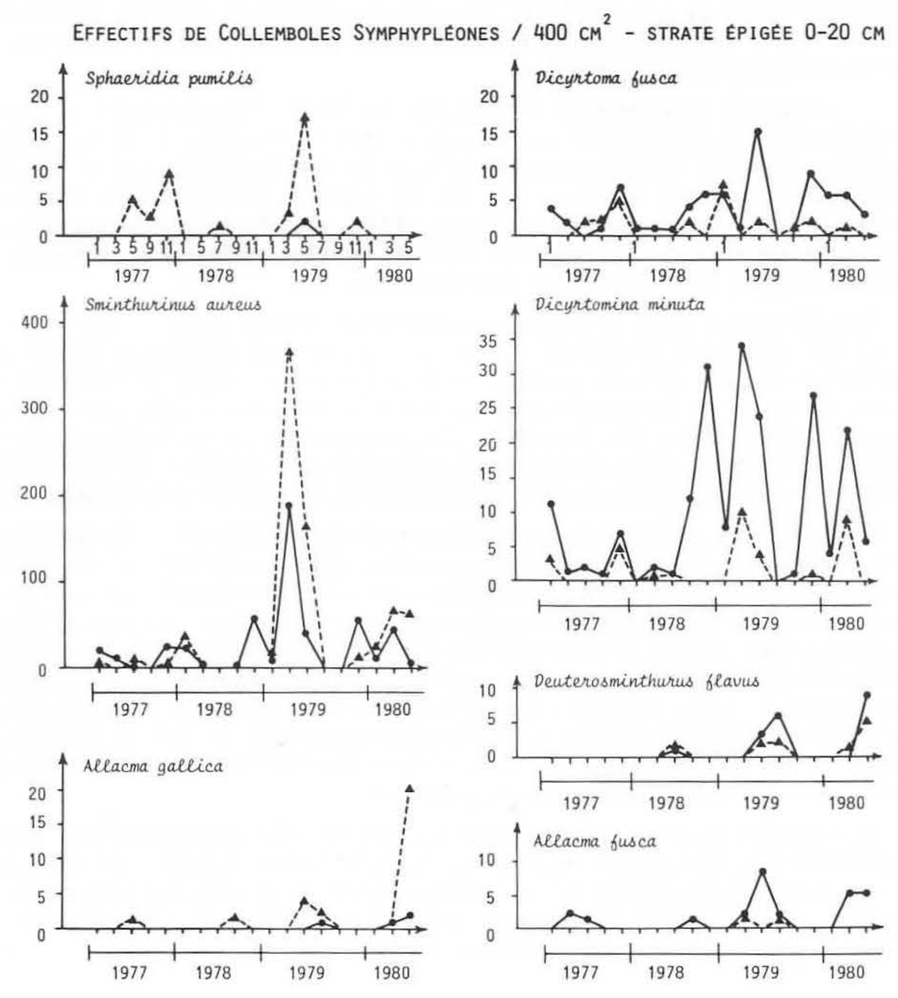


FIG. 1. — Évolution des effectifs des 7 espèces de Symphypléones épigés d'une chênaie-charmaie sur sol brun calcaire témoin (●——●) et privée de ses apports annuels de litière (▲– – –▲), à Brunoy (Ile-de-France).

B) Évolution des effectifs et des biomasses

Les effectifs, par espèce et totaux par prélèvement, ainsi que la biomasse en poids frais par prélèvement ramenée au mètre carré figurent dans le tableau I :

— la variation interannuelle est très importante dans le témoin, tant pour les effectifs que pour les biomasses. Après l'été 1976, les niveaux s'élèvent progressivement à partir de la fin de l'année 1978. Chaque année voit poindre un pic constant,

au milieu de l'automne au moment de la chute des feuilles, parfois suivi (1979 et 1980) par des valeurs moyennes à très fortes des effectfs et des biomasses en janvier, mars ou mai; l'été constitue la période où le peuplement est à son niveau minimal, l'essentiel de la biomasse étant représentée par les Symphypléones à système trachéen, très résistants à la sécheresse, à croissance rapide et, pour les *Allacma*, de poids élevé. Par contre, en hiver, la biomasse de Symphypléones est constituée en grande partie par les Dicyrtomides;

— la parcelle expérimentale voit ses effectifs diminuer progressivement jusqu'à un minimum deux ans après la rétention de la litière. Par contre, le développement des mousses permet au peuplement total (*fig.* 2), essentiellement par les effectifs de l'espèce dominante *S. aureus* (*fig.* 1), de dépasser très largement le témoin pendant le printemps de la troisième année (1979), plus discrètement au printemps 1980; mais les effectifs de novembre 1979 ne peuvent évidemment bénéficier de l'effet de l'apport de litière comme dans le témoin.

Les biomasses dans la station expérimentale restent toujours largement en retrait par rapport à la station témoin, en suivant une diminution progressive parallèle à celle des effectifs pendant les deux premières années. Le minimum est atteint au cours de la deuxième année pour la biomasse totale, puis remonte progressivement avec le développement des mousses (*fig.* 2). La station privée des apports de litière se révèle incapable de supporter une biomasse de Collemboles Symphypléones épigés équivalente à celle du témoin; on relèvera deux particularités :

- les grandes espèces sont particulièrement responsables de cette diminution de la biomasse, à l'exception d'*Allacma gallica*; dans ce dernier cas, on pourra considérer que le genre *Allacma* constitue une unité fonctionnelle au sein de la communauté des Symphypléones épigés dont les deux espèces, de taille différente (au dernier stade adulte, *A. fusca* pèse 4 à 5 fois plus lourd qu'*A. gallica*), occupent le niveau épigé d'un biotope forestier sur rendzine en fonction des disponibilités alimentaires: *A. gallica* peut être lié aux mousses, mais peut aussi atteindre, face à une faible disponibilité alimentaire sur le plan quantitatif, le seuil de viabilité de l'espèce, ce qui ne serait pas le cas pour *A. fusca* (qui était également affecté par la disparition de la strate herbacée de mercuriales);

- si pour presque toutes les espèces, les effectifs sont trop faibles pour mettre en évidence une diminution significative de la biomasse moyenne des individus, l'espèce dominante *S. aureus* voit ses effectifs augmenter, mais la biomasse moyenne diminuer : en mars 1979 par exemple, cette biomasse était de 0,015 mg dans le témoin, de 0,007 dans la station privée de litière.

C) Évolution de la structure des communautés

La richesse spécifique des deux communautés n'est pas fondamentalement différente, dans l'ensemble, dans les deux stations. On remarquera tout de même qu'au moins en 1978 (sol à nu), cette richesse reste assez longtemps plus faible dans la station privée de litière. Par contre, le développement des mousses (1979) permet l'installation d'une communauté de richesse spécifique équivalente à celle du témoin, cette phase pouvant être considérée comme la colonisation d'un milieu neuf, phénomène constaté dans d'autres occasions semblables en phase pionnière (KILBERTUS *et al.*, 1976).

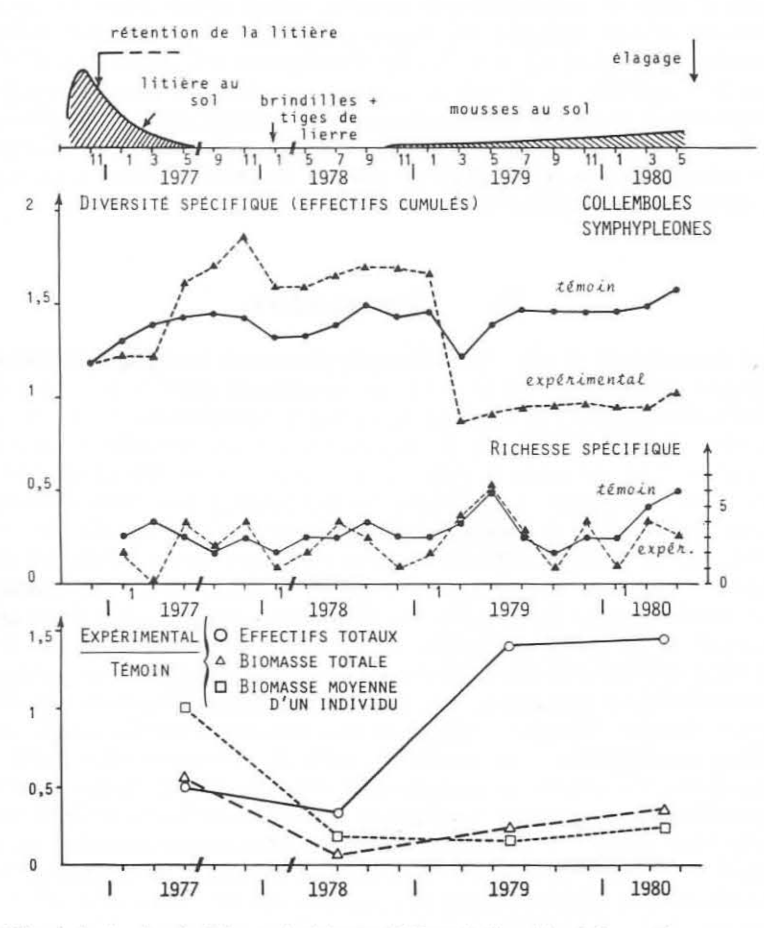


FIG. 2. — Effets de la rétention de litière sur la richesse spécifique, la diversité spécifique et le rapport station expérimentale/station témoin pour les effectifs totaux, la biomasse totale et la biomasse individuelle moyenne chez les Collemboles Symphypléones épigés d'une chênaie-charmaie sur sol brun calcaire (Brunoy, Ile-de-France).

L'indice de diversité spécifique calculé d'après les effectifs cumulés montre, précisément à ce même moment de développement de la communauté dans la station privée de litière mais investissant les mousses (mars 1979, *cf.* tab. I), une chute très importante de sa valeur, alors qu'auparavant, cette valeur se situait au-delà de celle du témoin. Cette chute de la valeur de l'indice est presque totalement imputable à l'explosion de la population de l'espèce dominante *S. aureus* déjà évoquée plus haut. Ce point peut être considéré comme la fin de la période transitoire de destructuration de la communauté par suite d'une perturbation d'intensité réduite mais continue, correspondant à une meilleure équirépartition des effectifs que dans le témoin, et le début d'une seconde période où la hiérarchisation dans la communauté augmente brutalement et se stabilise à un niveau correspondant à un nouvel équilibre, très inférieur au niveau initial. LEBRUN (1976) avait

identifié une telle « désorganisation transitoire » d'une communauté d'acariens sous l'effet d'une pollution atmosphérique récente, suivie d'une chute de la diversité spécifique à un niveau inférieur au niveau initial. Ces deux analyses cadrent bien avec le modèle développé selon la loi de Mandelbrojt (*cf.* FRONTIER, 1977) : dans un biotope à l'approche du climax en série progressive, un peuplement passe par une équirépartition maximale puis se structure et acquiert une certaine hiérarchisation par forte imbrication des niches écologiques; à l'inverse, en s'éloignant du climax, le peuplement se destructure et voit sa diversité s'élever à un maximum avant de s'abaisser en dessous du niveau initial.

III. — CONCLUSION

La communauté des Collemboles Symphypléones de la chênaie-charmaie privée de ses apports annuels de litière a vu ses conditions d'existence (microbiotope, disponibilités alimentaires) se modifier de manière considérable. Il est remarquable que le spectre spécifique n'en ait pratiquement pas été modifié. Ceci tendrait à montrer que le type de couvert forestier (arboré et arbustif) et le type de sol, tous deux restés identiques, constituent les paramètres essentiels déterminant la composition spécifique de la communauté des Symphypléones épigés. Les modifications qualitatives et quantitatives du substrat organique épigé, passant d'une litière à une strate de mousses, ont déterminé dans un premier temps une réduction des hiérarchies existant entre les effectifs des différentes espèces; après deux années, le développement de la strate muscinale a constitué un milieu neuf où le spectre spécifique s'est exprimé par des rapports entre espèces très différents, en particulier par une hiérarchisation poussée au sein de la communauté, beaucoup plus fortement dominée par l'espèce principale initiale et par une inversion de dominance entre deux espèces congénériques au profit de celle de biomasse plus faible. D'une manière générale, les espèces de grande taille ont vu leurs effectifs très fortement réduits, mais l'espèce dominante a également vu diminuer les effectifs de ses classes de tailles les plus élevées. L'évolution de cette communauté constitue un exemple démonstratif de la perte de structuration initiale subie par un peuplement soumis à une perturbation se développant très progressivement, suivie d'un effondrement brutal vers une forte hiérarchisation correspondant à un nouvel équilibre avec le microbiotope remplaçant la litière.

RÉSUMÉ

La privation des apports annuels de litière dans une chênaie-charmaie sur mull calcique a amené une régression de la strate herbacée, puis un développement d'une strate discontinue de mousses filamenteuses.

La communauté des Collemboles Symphypléones épigés a réagi par :

— une diminution passagère de la dominance de l'espèce la plus abondante suivie d'une reprise accrue de celle-ci;

— une diminution de la biomasse globale par une réduction des effectifs des espèces de grande taille, la disparition quasi totale d'une espèce de grande taille remplacée par une espèce congénérique plus petite, une diminution des effectifs des classes de grande taille de l'espèce dominante.

Les modifications de la communauté des Symphypléones épigés sont donc évidemment beaucoup plus importantes que celles observées pour les Collemboles du sol de cette charmaie au cours de la même expérience (Arpin *et al.*, 1985), mais sans parvenir à un spectre d'espèces caractéristiques d'un biotope fondamentalement différent. En effet, le spectre d'espèces reste le même, mais avec des rapports numériques entre espèces très différents.

Summary

Effects of the deprivation of annual litter deposit on the epigeic Collembola Symphypleona in a forest on rendzina

The deprivation of annual litter deposit in a oak-hornbeam forest on calcic mull induces the disappearance of the herbaceous cover followed later by the development of a filamenteous moss strata.

After two years, the Symphypleona community was affected by:

— a temporary decrease of the dominance of the most abundant species followed by a strong increase of it;

— a decrease of the total biomass due to the reduction of the numbers in the greatest species, the substitution of a large species by a smaller congeneric one, the reduction of the numbers in the greatest sizes of the dominant species.

These modifications are stronger than those observed in soil Collembola (Arpin *et al.*, 1985) in the same experiment, but the species spectrum remains qualitatively equal; only differential quantitative dominances occur in the community.

Bibliographie

Arpin (P.), Kilbertus (G.), Ponge (J.-F.), Vannier (G.) & Verdier (B.), 1985. — Réactions des populations animales et microbiennes du sol à la privation des apports annuels de litière : exemple d'une rendzine forestière. *Bull. Ecol.*, **16** : 95-115.

Betsch (J.-M.) & Vannier (G.), 1977. — Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca* (Collembola, Symphypleona) par leur morphologie et leur écophysiologie. *Z. zool. Syst. Evolut. forsch.*, **15** : 124-141.

Frontier (S.), 1977. — Réflexions sur une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, **8** : 445-464.

Kilbertus (G.), Vannier (G.) & Verdier (B.), 1976. — Étude *in situ* de la recolonisation par la microfaune et la microflore des échantillons de sol forestier ayant subi un traitement thermique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., **419**, *Écologie générale*, **33** : 113-142.

Lebrun (P.), 1976. — Effets écologiques de la pollution atmosphérique sur les populations et communautés de Microarthropodes corticoles (Acariens, Collemboles et Ptérygotes). *Bull. Ecol.*, **7** : 417-430.

Vannier G.), 1970. — *Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol.* Ed. C.N.R.S., Paris, sér. PBI, R.C.P. 40 : 1-319.